动 物 学 研 究 2004, Aug. 25 (4): 321-326 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

四种杀虫剂对两种书虱羧酸酯酶和乙酰胆碱酯酶的抑制作用

程伟霞，王进军*，赵志模，丁 伟，王梓英
（西南农业大学 植物保护学院，昆虫学及害虫控制工程重点实验室，重庆 400716）

摘要：选用有机磷类杀虫剂（敌敌畏、毒死蜱、对氧磷）和氨基甲酸酯类杀虫剂（丁硫克百威），通过生物测定（药膜法）和生化测定（比色法）比较了嗜卷书虱和嗜虫书虱对所选药剂的敏感差异性。根据 LC_{50} 可知嗜虫书虱对所选药剂比嗜卷书虱敏感。离体酶活性分析结果显示嗜卷书虱和嗜虫书虱的羧酸酯酶只对敌敌畏敏感，且嗜卷书虱比嗜虫书虱更敏感；4 种药剂对乙酰胆碱酯酶均有强烈的抑制作用，同样是嗜卷书虱比嗜虫书虱敏感。乙酰胆碱酯酶的动力学研究结果和离体酶活性测定相一致。聚丙烯酰胺凝胶电泳分析显示，4 种杀虫剂离体条件下对 2 种书虱的酯酶同工酶的抑制能力有明显差异，其中敌敌畏的抑制力最强；但对不同同功酶的抑制趋势（对大分子的抑制似乎较强）是一致的。酶的敏感性分析结果与生测结果比较表明，2 种书虱的耐药力差异与其乙酰胆碱酯酶和酯酶对药剂的敏感性无关。如要弄清耐药力机制，需做进一步研究。

关键词：书虱；杀虫剂；抑制作用；羧酸酯酶；乙酰胆碱酯酶
中图分类号：Q969.31；S433 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2004)04-0321-06

Inhibition of Carboxylesterase and Acetylcholinesterase in *Liposcelis bostrychophila* and *L. entomophila* (Psopotera: Liposcelididae) by Four Inhibitors

CHENG Wei-xia, WANG Jin-jun*, ZHAO Zhi-mo, DING Wei, WANG Zi-ying
(*College of Plant Protection, Southwest Agricultural University, Chongqing* 400716, *China*)

Abstract: The inhibition of carboxylesterase (CarE) and acetylcholinesterase (AChE) in booklices by dichlorvos, paraoxon, chlorpyrifos and carbosulfan was studied. The results of bioassay revealed that these insecticides showed strong inhibition to *Liposcelis* spp., and *L. bostrychophila* was less sensitive than *L. entomophila*. CarE of *L. bostrychophila* was more susceptible to inhibition than that of *L. entomophila* only to dichlorvos. For the AChE, the four inhibitors showed strong inhibition to both *L. bostrychophila* and *L. entomophila* and had similar susceptibility tendency with CarE; and inhibition kinetics also indicated the similar tendency. The inhibition pattern for two species was simply tested by PAGE and it was obvious that the endurance of two psocids to these insecticides has no direct relevence with the sensitivity of CarE and AChE. The further study should be done to realize the real mechanism of endurance.

Key words: *Liposcelis* spp.; Insecticide; Inhibition; Carboxylesterase; Acetylcholinesterase

嗜卷书虱（*Liposcelis bostrychophila*）和嗜虫书虱（*L. entomophila*）属啮虫目（Psocoptera）书虱科（Liposcelididae）昆虫，是两种多发生在热带和亚热带地区的储粮害虫。嗜虫书虱营两性生殖，嗜卷书虱营孤雌生殖，两者均身体扁平、个体微小（约 1 mm），外部形态极其相似，喜欢生活在温暖潮湿的环境中，因此常混合发生，广泛存在于储藏物和居室环境内（Turner, 1994; Nayak et al, 1998）；在我国，不仅在普通粮仓中大量发生，而且已发展成为“双低（低氧、低药剂）”和“三低

收稿日期：2004-01-29；接受日期：2004-04-12
基金项目：国家自然科学基金资助项目（39800017）；霍英东青年教师基金资助项目（71022）；重庆市骨干教师计划资助项目
* 通讯作者（Corresponding author）

(低氧、低药剂、低温)”储粮中的害虫优势种群(Wang et al, 1999; Ding et al, 2002)。这两种书虱对化学药剂的抗性发展很快,常规熏蒸很难彻底控制其发生的危害,而且由于繁殖迅速,在熏蒸或化学药剂处理后不久又能重新为害储藏物(Nayak et al, 2002)。

羧酸酯酶在昆虫对杀虫剂的代谢抗性机理中起着主要作用。乙酰胆碱酯酶是有机磷、氨基甲酸酯类杀虫剂的作用靶标,该酶系的变异能导致有机磷、氨基甲酸酯类杀虫剂抑制作用减弱,使害虫对两类药剂的耐药能力增强或抗性水平增加。至今,国内外尚无书虱类害虫对药剂反应的系统研究报道。据此,我们系统研究了有机磷类和氨基甲酸酯类杀虫剂对嗜卷书虱和嗜虫书虱羧酸酯酶和乙酰胆碱酯酶的抑制作用,旨在比较同种杀虫剂对两种书虱抑制作用的差异,为实仓中书虱的综合防治和抗性治理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

嗜卷书虱、嗜虫书虱于1990年采自西南农业大学应用昆虫与螨类生态研究室的模拟粮仓中,均是在实验室27±0.5 ℃、RH 75%~80%、不予光照、不接触任何药剂的条件下以全麦粉、酵母粉和脱脂奶粉(10:1:1)混合而成的饲料饲养100代以上的纯敏感品系。饲养方法参照Leong & Ho (1990)的方法。以羽化后2~5 d的雌成虫作为试虫。

1.2 生物测定

供试药剂为80%敌敌畏(dichlorvos)乳油(湖北沙隆达股份有限公司);48%毒死蜱(chlopyphorus)乳油(美国陶氏益农);98.5%对氧磷(paraoxon) (Chem. service);86%丁硫克百威(carbosulfan)原药(湖南海利化工股份有限公司)。

采用药膜法测定4种杀虫剂对嗜卷书虱和嗜虫书虱的生物致死性。将待测杀虫剂用丙酮稀释成6个浓度梯度(10^{-4}~10^{-9} mol/L)。每个浓度取30 μL药液注入直径6 mm、长4 cm的指形管内,平躺小管使药液成一直线后慢慢转动小管,直至药液全部均匀地涂在内壁上,然后置于通风处,让其自然风干5 h后备用。对照仅用丙酮,方法相同。药剂浓度以单位面积上药剂有效成分的沉积量(ng/m^2或μg/m^2)表示。将试虫接入药膜管和对照管内(每个浓度20头),封口,待其在管内爬行30 min后移入干净小塑料盒中,12 h后镜检试虫死亡情况。

1.3 羧酸酯酶(CarE)活性测定

参照van Aspern (1962)的方法。用α-萘酚制作标准曲线;取雌成虫50头,加pH 7.0、0.04 mol/L的磷酸缓冲液3 mL,于冰水浴中匀浆,匀浆液于10 000 *g* 4 ℃离心15 min,取上清液冰浴待测。以α-乙酸萘酯(α-NA) (3×10^{-4} mol/L,含10^{-4} mol/L的毒扁豆碱)为底物,经羧酸酯酶水解后生成α-萘酚,与显色剂(5% SDS:1%坚固蓝B=5:2,体积比)作用呈现深蓝色,于600 nm处测OD值。根据制作的标准曲线和酶原蛋白含量的测定结果,将OD值换算成比活力(mmoles/mg pro. /30 min)。测定上述4种杀虫剂的抑制作用时,在反应体系中预加入0.1 mL的药液(先用丙酮稀释100倍,然后用缓冲液稀释到所需浓度,最终丙酮浓度不超过2%),再与酶液混合保温。

*Km*值采用双倒数作图法求得。反应总体积6 mL,α-NA的终浓度分别为0.065、0.075、0.25、0.5、1.0 mmol/L。

1.4 乙酰胆碱酯酶(AChE)活性测定

参照Ellman (1961)的方法。取雌成虫50头,加含1% Triton X-100、pH 8.0、0.1 mol/L的磷酸缓冲液1.5 mL,于冰水浴中匀浆,匀浆液于20 000 *g* 4 ℃离心60 min,取上清液冰浴待测。用碘化硫代乙酰胆碱(ATCh) (1.5 mmol/L)作底物,经AChE水解后生成硫代胆碱和乙酸,与显色剂DTNB (1.0 mmol/L)生成黄色物质,以毒扁豆碱(1×10^{-4} mol/L)终止反应,在412 nm处测其OD值。根据消光系数[$e = 1.36\times10^4$ $(mol/L)^{-1}$ cm^{-1}]将OD值换算成AChE的比活力(nmoles/mg pro. /30 min)。测定上述4种杀虫剂的抑制作用时,在反应体系中预加入0.1 mL的药液再与酶液混合保温。

*Km*值测定的反应总体积3.6 mL,底物终浓度分别为0.005、0.02、0.1、0.5、2.0 mmol/L。计算方法参照Wilkinson (1961)。

双分子速率常数*Ki*值的测定:将杀虫剂加入到反应体系中,在31 ℃条件下时间扫描5 min,每30 s为一时间间隔取OD值,计算*Ki*,计算方法参考Main (1964)。

1.5 酶原蛋白含量测定

参照 Bradford（1976）考马斯亮蓝 G-250 法，以牛血清白蛋白制作标准曲线。

1.6 酯酶同工酶电泳分析

参照 Leng & Ho（1995）的方法。分离胶 6%（g/g），浓缩胶 4%（g/g），pH 8.6 的聚丙烯酰胺凝胶，胶板规格为 125 mm × 100 mm。溴甲酚紫做指示剂。浓缩胶中电流为 12 mA，进入分离胶后增加至 24 mA。电泳时间约 4 h。将剥好的胶用含有 $10^{-4} \sim 10^{-6}$ mol/L 上述不同药剂的 0.02 mol/L、pH 7.0 的磷酸缓冲液浸泡 30 min 后再进行染色、脱色，染色液为 0.1 mol/L、pH 7.0 的磷酸缓冲液，内含 0.1%的固蓝 RR 盐（w/v）、0.6 mmol/L 的 α-NA 和 0.6 mmol/L 的 β-NA。

2 结果与分析

2.1 生物测定结果

表 1 列出了对氧磷、丁硫克百威、毒死蜱和敌敌畏对嗜卷书虱和嗜虫书虱生物测定结果。通过 t 测验比较了两种书虱对于同一种杀虫剂的敏感性差异。结果表明嗜卷书虱和嗜虫书虱只对敌敌畏的抑制没有显著差异（$t = 0.7113$，$df = 4$，$P > 0.05$），而对另 3 种药剂的抑制，嗜虫书虱均比嗜卷书虱敏感，差异均达到极显著水平。这说明在大多数情况下，嗜虫书虱对有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂可能比嗜卷书虱更敏感。

2.2 CarE

2.2.1 杀虫剂对 CarE 活性的离体抑制作用　生化分析表明 4 种杀虫剂中只有敌敌畏对书虱的羧酸酯酶有明显的离体抑制作用，而书虱的羧酸酯酶对毒死蜱、对氧磷和丁硫克百威均不敏感。说明在嗜卷书虱和嗜虫书虱体内，羧酸酯酶仅水解部分有机磷类药剂。以所测药剂的终浓度对数与酶活性抑制率进行直线回归分析，计算出抑制中浓度 I_{50}（表 2），结果表明嗜卷书虱羧酸酯酶对敌敌畏比嗜虫书虱更敏感。

2.2.2 敌敌畏对 CarE 酶促反应动力学的影响　根据图 1 所示，在抑制剂敌敌畏存在时，酶活性的增长速度随反应体系中酶含量的增长变化不大，即活

表 1　四种杀虫剂对嗜卷书虱和嗜虫书虱的毒力测定

Table 1　Toxicity of four insecticides to *Liposcelis bostrychophila* and *L. entomophila*

杀虫剂 Insecticide	试虫 Insect	斜率 Slope ± *SE*	$LC_{50} \pm SE$[1]	t	相对抗性倍数 Relative resistance factor
对氧磷 Paraoxon	*L. bostrychophila*	0.556 ± 0.034	103.85 ± 16.24	5.5644**	8.020
	L. entomophila	0.813 ± 0.079	12.948 ± 1.771		
丁硫克百威 Carbosulfan	*L. bostrychophila*	0.833 ± 0.095	433.98 ± 14.46	16.4364**	3.884
	L. entomophila	1.120 ± 0.108	111.73 ± 13.24		
敌敌畏 Dichlorvos	*L. bostrychophila*	1.099 ± 0.173	54.432 ± 9.541	0.7113	1.201
	L. entomophila	0.902 ± 0.107	45.339 ± 8.508		
毒死蜱 Chlorpyrifos	*L. bostrychophila*	0.889 ± 0.131	77.278 ± 1.376	27.1453**	3.185
	L. entomophila	0.888 ± 0.076	24.262 ± 1.386		

[1] 毒死蜱 LC_{50}的单位是 ng/m²，其他 3 种的是 μg/m²（The unit of the LC_{50} to chlorpyrifos is ng/m², while to the others is μg/m²）。

**对于同一种药剂，$P < 0.01$（For everyone insecticide, $P < 0.01$）。

表 2　敌敌畏对嗜卷书虱和嗜虫书虱离体 CarE 的抑制作用

Table 2　The *in vitro* inhibition of dichlorvos to CarE of *Liposcelis bostrychophila* and *L. entomophila*

试虫 Insect	回归方程 Regression equation	R^2	抑制中浓度 I_{50}（μmol/L）
L. bostrychophila（Lb）	$Y = 0.4674 + 0.2096X$	0.986	1.431 ± 0.218[a]
L. entomophila（Le）	$Y = 0.3824 + 0.2281X$	0.980	3.278 ± 0.416[b]
Lb/Le			0.437

表中同一列中不同字母表示两者之间差异极显著（$P < 0.01$）。

Data in the same column followed by different letters mean significant（$P < 0.01$）.

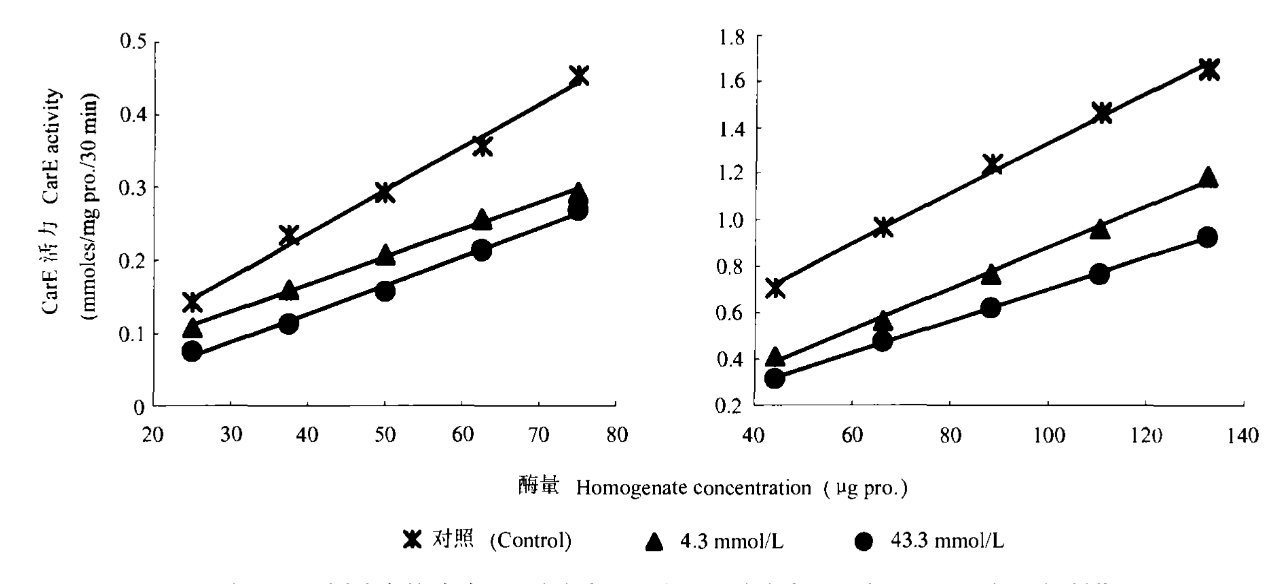


图 1 不同浓度的敌敌畏对嗜卷书虱（左）和嗜虫书虱（右）CarE 活性的抑制作用

Fig.1 Activity of CarE from *Liposcelis bostrychophila* (left) and *L. entomophila* (right) inhibited by different concentration of dichlorvos

力曲线接近平行。这说明，敌敌畏对嗜卷书虱和嗜虫书虱 CarE 活性抑制均表现为不可逆抑制。

反应体系中加入敌敌畏后，CarE 酶促反应的动力学参数 *Km* 值明显变大，如对于嗜卷书虱，0.087 μmol/L 和 1.73 μmol/L 的敌敌畏使 *Km* 值从 0.3980 mmol/L 增大至 1.3123 mmol/L 和 8.2194 mmol/L；对于嗜虫书虱，则从 0.3021 mmol/L 增大至 0.5983 mmol/L 和 1.6984 mmol/L。这表示敌敌畏的抑制降低了 CarE 对底物 α-NA 的亲和力，其中对嗜卷书虱的影响高于对嗜虫书虱的影响。

2.3 AChE

2.3.1 杀虫剂对 AChE 活性的离体抑制作用 生化分析表明 4 种杀虫剂对 2 种书虱的 AChE 均有显著的离体抑制作用。这说明在嗜卷书虱和嗜虫书虱体内，AChE 可能是有机磷类和氨基甲酸酯类杀虫剂的重要作用靶标。从表 3 中可以看出，嗜卷书虱的 AChE 对敌敌畏、对氧磷、毒死蜱和丁硫克百威均比嗜虫书虱更敏感。

2.3.2 杀虫剂对 AChE 酶促反应动力学的影响 嗜卷书虱和嗜虫书虱的 *Km* 值分别为 0.2438 mmol/L 和 0.2259 mmol/L，两者差异不显著。从表 4 可知，敌敌畏、毒死蜱和对氧磷（即有机磷类药剂）对嗜卷书虱的 *Ki* 值均比对嗜虫书虱的大，这说明嗜虫书虱体内的乙酰胆碱酯酶对它们具有更低的亲和力，这与上述离体抑制分析结果相一致。

2.4 酯酶同工酶分析

表 3 四种杀虫剂对嗜卷书虱和嗜虫书虱离体 AChE 抑制作用比较

Table 3 Comparative inhibition of AChE for *Liposcelis bostrychophila* and *L. entomophila* by various inhibitors *in vitro* assays

杀虫剂 Insecticide	试虫 Insect	回归方程 Regression equation	R^2	抑制中浓度 I_{50} (nmol/L)
敌敌畏 Dichlorvos	*L. bostrychophila*	$Y = 0.4291X - 0.5775$	0.959	324.39 ± 15.23[a]
	L. entomophila	$Y = 0.4215X - 0.6745$	0.880	611.61 ± 23.67[b]
对氧磷 Paraoxon	*L. bostrychophila*	$Y = 0.2786X - 0.1484$	0.930	212.49 ± 9.73[a]
	L. entomophila	$Y = 0.2878X - 0.2344$	0.872	356.26 ± 18.69[b]
毒死蜱 Chlorpyrifos	*L. bostrychophila*	$Y = 0.2655X + 0.0526$	0.938	48.428 ± 2.381[a]
	L. entomophila	$Y = 0.2470X + 0.0562$	0.962	62.618 ± 5.423[b]
丁硫克百威 Carbosulfan	*L. bostrychophila*	$Y = 0.1646X + 0.5238$	0.932	0.7168 ± 0.0294[a]
	L. entomophila	$Y = 0.1768X + 0.5138$	0.953	0.8355 ± 0.0371[b]

表中对于同一种药剂的抑制中浓度，不同字母表示两虫种间差异显著（$P < 0.05$）。

For every insecticide, data in the same column followed by different letters mean significant ($P < 0.05$).

表 4 四种杀虫剂对嗜卷书虱和嗜虫书虱离体 AChE 抑制作用的双分子速率常数测定

Table 4 Bimolecular rate constants [Ki, $(\mu mol/L)^{-1}min^{-1}$] of AChE inhibition for *Liposcelis bostrychophila* and *L. entomophila* by four inhibitors

试虫 Insect	敌敌畏 Dichlorvos	对氧磷 Paraoxon	毒死蜱 Chlopyrifos	丁硫克百威 Carbosulfan
L. bostrychophila (Lb)	3.308 ± 0.368^a	0.250 ± 0.022^a	11.34 ± 1.028^a	1381.9 ± 69.87^a
L. entomophila (Le)	1.152 ± 0.028^b	0.065 ± 0.006^b	0.113 ± 0.045^b	2086.4 ± 106.4^b
Lb/Le	2.87	3.84	100	0.66

表中同一列中不同字母表示两者之间差异极显著（$P < 0.01$）。

Data in the same column followed by different letters mean significant ($P < 0.01$).

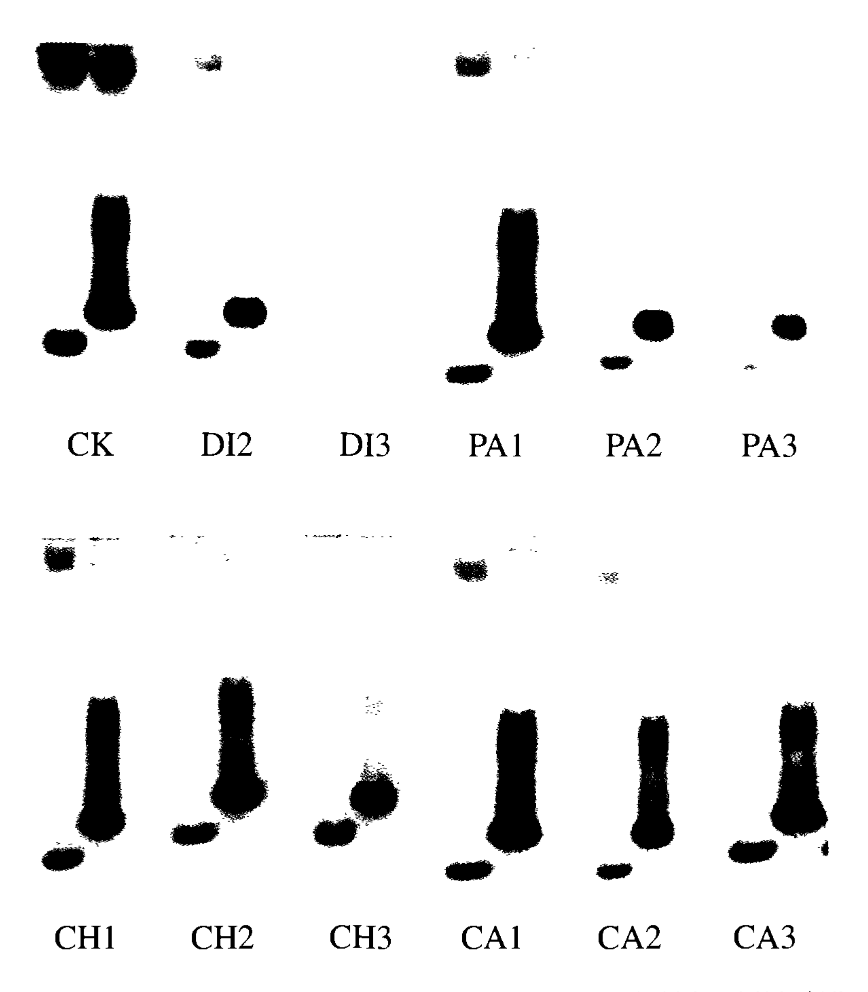


图 2 四种杀虫剂对嗜卷书虱（左）和嗜虫书虱（右）酯酶同工酶的抑制作用

Fig.2 Zymograms showing the relative inhibition of various esterase electromorths of *Liposcelis bostrychophila* (left well) and *L. entomophila* (righ well) separated by PAGE

CK：对照（Control）；DI：敌敌畏（Dichlorvos）；CH：毒死蜱（Chlopyrifos）；PA：对氧磷（Paraoxon）；CA：丁硫克百威（Carbosulfan）。代码后的 1、2、3 分别代表杀虫剂浓度为 10^{-6}、10^{-5}、10^{-4} mol/L（1，2 and 3 following abbreviations represent 10^{-6}，10^{-5}和 10^{-4} mol/L for insecticides，respectively）。

通过聚丙烯酰胺凝胶电泳分析，可以看出敌敌畏、毒死蜱、对氧磷和丁硫克百威对嗜卷书虱和嗜虫书虱的酯酶同工酶系有不同的抑制作用（图 2）。其中高浓度（10^{-4} mol/L）的敌敌畏可以完全抑制住 2 种书虱的整个酯酶同工酶系，而其他 3 种杀虫剂则不能完全抑制，只能部分的抑制酶系中分子量比较大的酶带。其抑制力的强弱顺序如下：敌敌畏 > 对氧磷 > 毒死蜱 > 丁硫克百威。而且嗜卷书虱比嗜虫书虱更容易被抑制。

3 讨 论

虫体内生理生化机制的变异是导致害虫对杀虫

剂产生抗药性的机制之一，生理生化机制变异的程度决定着害虫的抗性水平。羧酸酯酶是多种杀虫剂的重要代谢酶系，乙酰胆碱酯酶是作用靶标，它们在嗜卷书虱和嗜虫书虱体内呈现了复杂的变化趋势，其结果必定影响2种书虱的耐药力乃至抗药性水平。耐药力或抗性水平的不同必然会增加书虱防治的难度。因此在实仓中进行书虱的综合防治时，应事先调查清楚发生的物种，全面考虑各种书虱对不同药剂的忍耐能力，制定合理的防治策略。

Price（1988）指出，昆虫 AChE 对某种化学药剂敏感，并不一定意味着该种昆虫对该种药剂敏感。因为一种化合物要通过多种因子发挥其毒性，包括表皮穿透和代谢过程等。在本研究中，一方面生测结果表明嗜卷书虱对测试药剂的耐药力比嗜虫书虱高；另一方面酶的敏感性分析结果与生测结果比较表明，2种书虱的耐药力差异与其乙酰胆碱酯酶和羧酸酯酶对药剂的敏感性无直接关系。如要弄清耐药力机制，须做进一步研究。

Ali & Turner（2000）采用醋酸纤维薄膜电泳技术研究发现嗜卷书虱体内4种酶的同工酶在地理种群间变异很大，而且对菊酯类药剂的敏感性差异与地理种群的分布有关。Nayak et al（2002）比较了3种书虱——嗜卷书虱（*L. bostrychophila*）、嗜虫书虱（*L. entomophila*）和小眼书虱（*L. paeta*）对3种杀虫剂——甲萘威（carbaryl）、溴氰菊酯（deltamethrin）和氯氰菊酯（permethrin）的敏感性，结果发现3种书虱之间存在很大差异，其中嗜卷书虱对3种杀虫剂均较为敏感，嗜虫书虱较不敏感。Leong & Ho（1995）研究发现，嗜虫书虱比嗜卷书虱对有机磷类和氨基甲酸酯类杀虫剂具有更高的忍耐性；离体活性研究表明，对于杀虫剂（马拉硫磷、敌敌畏）的抑制，嗜虫书虱 AChE 更敏感，嗜卷书虱的非特异性酯酶更敏感。这与本项研究结果相差甚大，这可能与实验所使用的地理种群不同有关。

参考文献：

Ali N, Turner BD. 2000. Allozyme polymorphism and variability in permethrin tolerance in British populations of the parthenogenetic stored product pest *Liposcelis bostrychophila* (Liposcelididae, Psocoptera) [J]. *Journal of Stored Product Research*, **37**: 111-125.

Bradford MM. 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding [J]. *Analytical Biochemistry*, **72**: 248-254.

Ding W, Shaaya E, Wang JJ, Zhao ZM, Gao F. 2002. Lethal effects of two insect growth regulators on *Liposcelis entomophila* [J]. *Zool. Res.*, **23** (2): 173-176. [丁 伟, Shaaya E, 王进军, 赵志模, 高 飞. 2002. 两种昆虫生长调节剂对嗜虫书虱的致死作用. 动物学研究, **23** (2): 173-176.]

Ellman GL, Courtney KD, Andres V Jr. 1961. A new and rapid colorimetric determination of an acetylcholinesterase activity [J]. *Biochemical Pharmacology*, **7**: 88-94.

Leong ECW, Ho SH. 1990. Techniques in the culturing and handling of *Liposcelis entomophilus* (Enderlein) [J]. *Journal of Stored Product Research*, **26** (2): 60-70.

Leong ECW, Ho SH. 1995. *In vitro* inhibition of esterase activity in *Liposcelis bostrychophila* Bad. and *L. entomophila* (End.) (Psocoptera: Liposcelididae) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **110B** (1): 121-130.

Main RR. 1964. Affinity and phosphorylation constants for the inhibition of esterases by organophosphates [J]. *Sciences*, **144**: 992-993.

Nayak MK, Collins PJ, Reid SR. 1998. Efficacy of grain protectants and phosphine against *Liposcelis bostrychophila*, *L. entomophila* and *L. paeta* (Psocoptera: Liposcelididae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, **91**: 1208-1212.

Nayak MK, Collins PJ, Kopittke RA. 2002. Comparative residual toxicities of carbaryl, deltamethrin and permethrin as structural treatment against three liposcelidid psocid species (Psocoptera: Liposcelididae) infesting stored commodities [J]. *Journal of Stored Product Research*, **38**: 247-258.

Price NR. 1988. Insecticide-insensitive acetylcholinesterase from a laboratory selected and field strain of housefly (*Musca domesiica*) (L.) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **90c**: 221-224.

Turner BD. 1994. *Liposcelis bostrychophila* (Psocoptera: Liposcelididae), a stored food pest in the UK [J]. *International Journal of Pest Management*, **40**: 179-190.

van Asperen K. 1962. A study of housefly esterase by means of a sensitive colorimetric method [J]. *Journal of Insect Physiology*, **8**: 401-416.

Wang JJ, Zhao ZM, Li LS. 1999. An ecological study on the laboratory population of psocid, *Liposcelis bostrychophila* Badonnel (Psocoptera: Liposcelididae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, **42** (3): 277-283. [王进军, 赵志模, 李隆术. 1999. 嗜卷书虱的实验生态研究. 昆虫学报, **42** (3): 277-283.]

Wilkinson GN. 1961. Statistical estimations in enzyme kinetics [J]. *Journal of Biochemistry*, **80**: 324-332.